动 物 学 研 究 2002, Oct. 23 (5): 426~436 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

综 述

中国两栖类种群生态研究概述

潘晓赋，周 伟[1]，周用武，江桂盛
（西南林学院 保护生物学学院，云南 昆明 650224）

摘要：两栖类种群生态学研究从深度和广度上看，均无法与哺乳类和鸟类的相比。然而与哺乳类和鸟类一样，随着生态环境的恶化和生存空间的减少，两栖类各物种种群面临巨大的生存压力，甚至濒临灭绝；因此，广泛深入地开展两栖类种群生态学研究，探讨两栖类与外界环境之间的关系，对环境监测和对两栖类种群的保护与利用均有较大的现实意义和理论意义。为此，重点从两栖类的种群结构与动态规律、摄食行为与食性分析、鸣声分析与通讯联系、繁殖过程和繁殖习性、越冬准备和冬眠适应、以及两栖类种群数量下降等方面，对中国研究者的工作进行综述，试图阐述研究现状、存在问题，并分析了尚待加强研究的方面和今后的发展趋势。

关键词：两栖类；种群生态；种群结构；食性；鸣声；繁殖；越冬习性
中图分类号：Q959.5；Q958.1 **文献标识码**：A **文章编号**：0254-5853(2002)05-0426-011

A Summary of Studies on Amphibian Population Ecology in China

PAN Xiao-fu, ZHOU Wei[1], ZHOU Yong-wu, JIANG Gui-sheng
(*Faculty of Conservation Biology, Southwest Forestry College, Kunming, Yunnan* 650224, *China*)

Abstract: The studies of amphibian population ecology are far less deep and extensive than those of mammals and birds. This paper mainly deals with summarizing the amphibian population structure and dynamic disciplinarian, behavior of taking food and foods analysis, call analysis and communication, process and habit of reproduce, preparation and adaptation for hibernation, and amphibian decline of the worldwide. A lot of reports stated had been reported both in the domestic and the abroad. Through the summary, the authors try to expatiate upon the research status *in quo* and existing problems among different studies, then to analyze what areas should be studied more and where may be developing trends in the future. As the environment worsen and survival space decreased, populations of all amphibian species are faced with tremendous survival pressure, and may be extinct in someday indeed. Thus, it is important to explore the relationship between the amphibian and the external circumstances through research on the amphibian population ecology widely and deeply, which will have many realistic and theoretic values for the environment inspection and for the protection and utilization of the amphibian population.

Key words: Amphibian; Population ecology; Population structure; Feeding; Calling; Reproduce; Hibernation

动物种群生态学(population ecology)是研究同种动物群体或亲缘关系较为密切的少数几个种的群体与周围环境之间相互关系的科学,即研究动物群体在生态系统中的作用和地位,包括食性、社群的优势性、竞争与协同进化、活动节律和婚配制度等;以及该群体在时空上的数量变动规律,涉及出生率和死亡率、迁移(迁入和迁出)、群聚和扩散等。

由于两栖类具冬眠习性，分布受水的束缚等，所以两栖类种群生态学研究兼有季节性强、区域性明显等特点。从广度和深度两方面而言，两栖类的种群生态学研究工作均无法与哺乳类、鸟类的相比较。对两栖类种群生态的研究，不仅可以补充资源

收稿日期：2001-12-30；接受日期：2002-06-19
基金项目：云南省自然科学基金资助项目（2000C0054M）
1. 通讯作者（corresponding author），E-mail：weizhou@public.km.yn.cn

调查资料，而且还可以完善分类进化等领域的理论，其研究结果还可应用于生物防治和人工繁殖等领域，从而推动生物防治及养殖业的发展，为人与自然和谐发展奠定基础。

1　种群数量与结构特征

种群动态是种群生态学的核心问题。它研究种群数量在时间和空间上的变动规律，即注重种群数量和分布动态规律的研究。种群动态研究的基础是种群分布现状与数量的调查，这也是保护和利用现有生物资源的基础。对两栖类种群动态研究方面的论文，大多是在进行两栖类的生态习性或繁殖习性的调查时，涉及到种群结构中的性比、年龄组成等方面的内容（李芳林和陈火结，1986；费梁和叶昌媛，1988；张耀光，1990；邹寿昌等，1991）；而且仅限于对数据的简单处理，很少将动物种群数量调查的方法应用于两栖类的研究中。这主要与两栖类呈聚集分布，难以采取在鸟、兽等高等脊椎动物中常用的样带或样方法有关。

1.1　年龄划分与鉴定

两栖类的年龄划分是进行各项种群动态研究的基础。一般依据体长、生殖腺发育状况和指（趾）的骨年学（skeletochronology），以及在越冬时期雄性前肢内侧三指有无“婚垫”作为标准；但“年龄段”的划分却仁者见仁，智者见智，在不同的种类或类群有一定的出入，如将中华蟾蜍（*Bufo gargarizans*）划分为幼年组、亚成年组、成年组和壮年组 4 个年龄组（邹寿昌，1966）；将泽蛙（*Rana limnocharis*）粗略地划分为幼体、亚成体和成体 3 类（张健等，1985）；而将东方铃蟾（*Bombina orientalis*）划分为幼体、亚成体、成年Ⅰ组和成年Ⅱ组等 4 个年龄段（陆宇燕和李丕鹏，1999）。

中国林蛙（*Rana chensinensis*）的年龄鉴定则不采用上述常规方式，而采用了胫长、体长和体重 3 个指标，以此作为表型性证据进行系统聚类分析，并综合骨组织学判定中国林蛙的年龄。研究发现，中国林蛙环绕骨髓腔的同心圆状的骨板层数恰好与聚类分析所得出的年龄组数相一致，并由此假设骨板层为年生长环，据此得出中国林蛙在中国北方地区的自然寿命多为 10 岁。且推导出中国林蛙的年龄鉴定判别式，及体长、胫长和体重增长曲线，并借此预测中国林蛙的种群变化趋势（朴仁珠和萧前柱，1991a，b）。此方法可操作性强，但是否具广泛性有待实践验证。

采用眼睛水晶体干重作为主要指标，对贵州中华蟾蜍种群年龄进行划分；并参考体长、体重及生殖腺特征，以及有无婚垫等，将中华蟾蜍分为幼年组、亚成年组、成年Ⅰ组和成年Ⅱ组。将各个年龄组的水晶体干重进行 t 检验，结果表明，相邻两组间的水晶体干重差异显著；但不同性别、不同年龄组水晶体干重与体长、体重并不全呈显著相关关系（黎道洪和罗蓉，1990）。此项技术开阔了两栖类年龄划分的新领域，但要求的技术条件比较繁琐，缺乏推广应用的可能。

在高山欧螈（*Triturus alpestris*）水生活动时期，对其分布上限（2 200 m）一个种群的生活史特征进行研究。采用指（趾）骨的骨年学结合形体大小的测量进行年龄估计，结果表明：不同性别的成年欧螈体长差异显著，两性之间的平均年龄与不同年龄组 t 检验差异不显著，生命期望为 5.8 年（Miaud *et al*., 2000）。此项工作较好地将年龄划分与种群动态研究结合起来，得到了高山欧螈基础的生态学资料，也表明年龄划分是进行种群动态研究的关键。

1.2　性比与种群特征

对两栖类的性比（operational sex ratio）的研究，大多是在某一特定时期捕净某区域范围内的所有个体，通过雌雄个体外部差异的观察或内部结构的解剖，从而统计种群的性比和年龄结构。在繁殖期间，无尾类种群的雌雄比大约为 1∶3（李芳林和陈火结，1986；田应洲等，1998）；有尾类的雌雄比大约为 1∶1（费梁，1992；费梁和叶昌媛，1988）。国外对理纹非洲树蛙（*Hyperolius marmoratus*）性比研究也显示：在整个调查期间雌雄比接近 1∶3，但每个晚上的性比差异较大（1∶2～1∶40），且均为雄蛙多（Dyson *et al*., 1992）。种群的性比具有明显的季节变化，但这可能与调查捕捉方法有关，因为通常雄蛙具有鸣叫的习性，在调查中较易被捕获。从保护的角度来看，不宜提倡以捕净和解剖的方法研究两栖类的性比，应该探索更好的方法研究性比，如第二性征等。

较早的有关两栖类种群数量与分布的工作，是对上海近郊农田生境的泽蛙和中华蟾蜍种群生长率和生物量的研究。盛和林等（1983）对这两种蛙的雌雄比和体重比、种群体重增长率的季节性变化，及它们在不同农作物地块中生物量的季节性变化分

别进行了研究。研究结果显示，它们都有趋于较为开敞的环境而避开郁蔽生境的特点。陈火结和李芳林（1987）对云南哀牢山徐家坝地区两栖动物的研究也得出相同的结论。

对甘肃榆中县相距15 km、海拔高度相差400 m的两个中国林蛙种群的比较结果显示，两个不同生境的中国林蛙种群形态有较大差别，平均体长相差10 mm以上，体重也相差10 g以上，且低海拔地区的中国林蛙有较大的生殖变异率和相对较高的生殖量。造成这些差异的主要原因是由于两种生境的海拔高度及年平均温度的不同。因此，环境异质性可能造成种群性状差异，并出现分化现象，这对生物进化有重要的意义（高燕玲和姚崇勇，1995）。

1.3 种群密度的研究

有尾目种群动态调查方法一般是以调查过程中遇见的尾数进行估计。对新疆北鲵（*Ranodon sibiricus*）的数量调查采用的就是这种方法，结果在溪流的不同地段具有不同的密度（苗立天和陈广智，1993）。在繁殖期，对极北鲵（*Salamandrella keyserlingi*）的卵带数进行了估计，认为在不同的深度，水底的卵带数具有不同的密度（方俊九等，1984）。对舟山岛中国小鲵（*Hynobius chinensis*）和安吉小鲵（*H. amjiensis*）的种群数量调查则不采用估计法，而是统计半悬浮在水中的卵胶囊数来间接估计成体的数量（马小梅和顾辉清，1999；顾辉清等，1999）。间接估计法在动物种群密度调查中得到十分广泛的应用，但它要求对被调查动物的生活史了解得比较清楚。由于缺乏对中国小鲵和安吉小鲵的生活史细致的了解，如一年繁殖几次、幼体的性成熟时间、以及雌雄比率等均不详，影响了最后调查结果的可靠性。

对长沙的泽蛙和大树蛙（*Rhacophorus dennysi*）种群密度估计时采用了标记重捕法，用剪指（趾）法标记，同时用游标卡尺进行测量，并详细记录每只个体的色斑，一年后重捕。对两种蛙的种群生物量进行预测，泽蛙在长沙的密度为4 148.41只/hm^2，大树蛙在岳麓山的密度为0.22只/hm^2（邓学建，1990）。这在生物防治的预报预测中起了重要的作用。但是由于标记的季节和标记的时间长达一年，并且该方法降低了两栖类的存活率，难免对蛙的种群密度估计产生较大的偏差。

到目前为止，有关两栖类种群动态的研究报道甚少，一方面在于两栖动物有复杂的生命周期，蝌蚪易被其他脊椎动物和无脊椎动物捕食，造成早期死亡率过高。对蝌蚪变态存活率研究表明，其存活率很少高于10%，一般低于5%（Herried & Kinney，1966；Anderson *et al*.，1971；Calef，1973；Crump，1984；Peterson *et al*.，1991）。另一方面由于研究周期长，研究技术手段有限，致使研究工作无法深入进行。但随着生态学研究工作的广泛深入和新方法的不断产生和应用，如两栖类年龄鉴定技术和动物体标记方法（如剪指标记法）等（朴仁珠，1985a；朴仁珠和萧前柱，1991a），必将为两栖类种群动态研究提供无限的发展空间。

1.4 种群数量的下降

近20年来，全球两栖类种群数量下降十分显著，许多广布的两栖类种群数量变得十分稀少，甚至在一些地区消失（Blaustein，1994；Travis；1994）。有的研究认为，两栖类种群数量下降可能归咎于过度的商业采集与农业化肥施用量的增加等人类活动，以及两栖类栖息地消失与片断化等原因（Pechmann & Wilbur，1994）。但是种群数量下降的现象在一些人为干扰很小的乡村也照样发生。一些种群数量下降与消失发生在彼此隔离的、具有保护措施的和原始的地区。保护区里的种群数量下降不可能与区内人类活动有直接明显关系，而是与未知的某种敏感原因有关，例如全球的气候变化或臭氧空洞引起的紫外线增加等，也可能是一些种群的某些生物学与生态学的特性对人类的活动特别敏感，尤其酸雨是导致两栖类种群数量急剧下降的主要原因（Barinaga，1990；Beebee，1992；Beebee *et al*.，1990；Phillips，1990；Wyman，1990；Wake，1991；Pechmann & wilbur，1994）。

在种群数量下降方面定性议论的多，而从定量方面深入探讨的少。两栖类种群数量下降的事实已引起WWF等国际组织的关注。今后应在定量研究方面做一些深入的工作，如单因子影响研究，即分别控制影响两栖类生长和生活的一些主要因子的强度，了解它们的影响规律，建立相关的模型；再进一步研究多因子的相互影响作用等，使工作朝着定量化的方向发展。但该方面的研究工作难度极大，除种群动态研究遇到的困难外，还增加了如何控制影响因子等问题。

2 摄食行为与食性分析

2.1 摄食行为

摄食是能量流通中最重要的一环，也是一个物种生存和发展的最根本保障。一个物种必须充分利用环境条件，通过有效的捕食手段和良好的捕食对策获取充足的食物，才能生存和发展。

对花背蟾蜍（*Bufo raddei*）的摄食观察，可将其摄食方式细分为：拾取、击取、含取和刮取等（周立志和宋榆钧，1997）。蛙类在一年中对食物的摄取并不均衡。对花背蟾蜍的观察发现，繁殖活动期间雌体几乎不摄取食物，营养摄取显得不十分重要（姚树义，1984）。原因是繁殖活动限制了摄食活动，对于雌体来说，高的怀卵量增加了体重，减少了活动性。而繁殖后，雌体为补充消耗，对营养需求高于雄体。花背蟾蜍在进入冬眠之前往往积极取食，以脂肪形式贮存，以渡过冬天（邹寿昌，1987）。这表明，生活在某一环境中的动物群体总是通过采取某种行为来适应环境，以保证种群的生存和延续。

2.2 食性分析

关于两栖类食性分析研究方面已有较多报道，其中较早的是对四川峨眉地区的蛙类，如青蛙（即黑斑蛙）（*Rana nigromaculata*）、泽蛙（*Rana limnocharis*）和沼蛙（*Rana guentheri*）秋收季节的食性研究（梁中宇等，1958）。该项工作的研究内容较全面，包括：胃内容物的成分及数量分析，秋收时节几种稻田蛙对人类的益害关系评价，三种蛙胃内容物成分的比较，不同栖息地泽蛙胃内容物成分比较，以及青蛙和泽蛙不同性别、不同大小胃内容物成分比较等。可惜该工作仅局限于秋收这一特定时期，这对于总体评价几种蛙的食性及它们在消灭农林害虫中的作用与地位难免存在一定的局限性和偏差。

此后，中国研究者对两栖类的食性研究没有更多的突破性进展，只是研究对象不同。涉及花背蟾蜍、中国林蛙、黑斑蛙、棘腹蛙（*Rana boulengeri*）等不同种类（叶增芬，1965；辜永河和聂捷夫，1985；朴仁珠，1985b；黄松，1986；凌作培，1987；袁凤霞和温小波，1990；楚德昌等，1991；宋鸣涛，1994），或是做区域性的多种蛙的食性研究工作（张继秀等，1966；苏炳之，1985），大多数工作内容与梁中宇等（1958）的差不多，有的仅做了部分研究内容，有的则增补一二项新的研究内容。对广东 31 种两栖动物食性分析，仅着重研究了泽蛙的食性，对其余种类的工作只有较简单的食性分析结果（苏炳之，1985），且研究内容、工作方法仍局限于前人的思路。对鄂西地区棘腹蛙的研究除常规的食性分析外，还做了摄食行为观察、消化道充盈度和饱满度分析、蝌蚪食性分析等方面的内容，由于所用标本为 1988 年 4～5 月采集，其研究结果只能反映棘腹蛙这一时期的生活习性及食性变化（袁凤霞和温小波，1990）。对花背蟾蜍的摄食生态研究是近期较为新颖的工作，引入了 α 多样性指数判断食物的多样性，并注重蛙的雌雄个体食性差异的解释（周立志和宋榆均，1997）；随后又引入了营养生态位解释花背蟾蜍对资源的利用程度（周立志和宋榆均，1998），遗憾的是该项工作仍局限于花背蟾蜍繁殖期这一特定生理时期。总之，到目前为止对两栖类的食性研究大多停留在对某一种类、某一地点和特定时期的食谱分析和益害评价，以及食性在不同年龄、性别和生境的差异比较等方面。迄今，尚未见关于任何一种两栖类年周期食性分析研究的报道，更未见对同域分布的几种无尾两栖类进行为期一周年的食性对比研究的报道。

有尾类的食性分析与摄食行为观察，大多是借鉴无尾类的研究方法，或略有改变。对大鲵（*Andrias davidianus*）进行了为期 2 年的食性研究，每年除 1、2 月外，每月采 3～5 尾大鲵进行食性分析（宋鸣涛，1990）。对陕西的大鲵生态习性调查显示，大鲵具有吐食习性，利用吐食习性可以取代以往的杀蛙剖胃的研究方法（宋鸣涛，1982）。但是否每种有尾类都具有这种习性还有待今后的研究确定。对尾斑瘰螈（*Paramesotriton caudopunctatus*）除了进行食物组成、有益程度、个体间和雌雄间的食性比较外，还进行体重与食物重之间的比较（辜永河，1991）。观察蓝尾蝾螈（*Cynops cyanurus*）水下摄食行为和食性，并结合室内饲养和耐饥时间研究，结果表明蓝尾蝾螈的食量随季节变化呈现一定变化（费梁等，1990）。

每当提及害虫生物防治，传统观念多指以虫治虫和以菌治虫，一般不包括脊椎动物在控制农林害虫中的作用。前人的工作已经证实蛙类多以“害虫”为主要食物对象，它们在农林生态系统中起着不可忽视的、积极的保护作用。此外，以往两栖类的食性研究多涉及益害评价，作者认为有益系数只是一个参考指标，同一种蛙的有益系数会随地域和季节发生变化，因此具较大的主观性和片面性，不能客观、全面的衡量两栖类在农林业中的地位，须

慎重使用。对蛙类进行食性分析，特别是年周期食性变化的定性、定量分析，将为生物控制农林害虫提供完整的客观基础资料，应受到生态学工作者的重视。

3 鸣声分析与通讯联系

在动物种群中，信息的传递与交流是维持种群生存和繁衍不可缺少的一环，也是生态学和行为学研究的重要领域。信息传递有形体方式、化学方式、声通讯方式等多种形式。对昆虫、鸟类、兽类等动物的声通讯研究表明，声通讯活动与动物的相互识别和信息传递、求偶及占域等协调个体间行为的社会性活动均有密切关系。因此，声通讯在动物的生活中有着相当重要的作用。从理论上说，鸣声研究能为资源调查、数量统计、生物防治和进化分类学的研究提供有力的科学依据（黄祝坚等，1982）。

3.1 鸣声分析与疑难种鉴定

关于两栖类的鸣声研究报道大多是鸣声的声谱分析，很少涉及声通讯在种群联系中的作用，也未与蛙的行为相联系。到目前为止，已对泽蛙、腹斑蛙（*Rana adenopleura*）、中国雨蛙（*Hyla chinesis*）、黑眶蟾蜍（*Bufo melanosticus*）、饰纹姬蛙（*Microhyla ornata*）、橙腹树蛙（*Rhacophorus aurantiventris*）和江城蛙（*Rana lini*）等16种蛙进行过鸣声分析（黄祝坚等，1982；牟勇和赵尔宓，1992；Lue *et al*.，1994；姜仕仁等，1995；杨悠如，1991；Chou，1999）。有的蛙鸣声可分为临危鸣叫（distress call）、狂鸣（release call）、求偶鸣叫（mating call）和咕鸣（chuckle call）等类型（黄祝坚等，1982）。

对鸟类等其他动物类群的研究结果显示，鸣声通讯可能是近缘种相互识别和形成隔离的一种手段，鸣声分析在疑难种的分类鉴定上起一定的辅助作用（郑光美等，2000），但能否用于两栖类疑难种的分类和种间亲缘关系研究，还有待具体实践和进一步深入探讨。

3.2 鸣声的声学特征研究

对杭州地区黑斑蛙、泽蛙和饰纹姬蛙鸣声特征比较研究表明，声学特征具有明显的种间区别，波形结构和频谱特性各不相同。比较杭州与安徽宣城两地饰纹姬蛙，以及杭州与嵊泗两地泽蛙鸣声特征，发现同一种蛙的鸣声存在“方言”，这可能与环境差异有关（姜仕仁等，1995）。对美国亚利桑那州中部阿尔蟾蜍（*Bufo alvarius*）3个种群进行的为期3年的鸣叫行为与系统发育关系的研究结果表明，狂鸣、招揽鸣叫（advertisement call）仅与温度有关，与雄性的体长无关；狂鸣与温度有关，而与雄性的大小无关（Sallivan & Malmos，1994）。对亚利桑那、加利福尼亚和犹他等地的小掘蟾蜍（*Bufo microscaphus*）鸣叫行为的调查显示，该蟾的齐唱行为通常在一年中出现几周，不依赖近期有无降雨；招揽鸣叫的脉冲率与持续时间在相当程度上与温度有关，但是当温度变化超过5 ℃范围时，频率变化与温度无关。在一个种群内，占优势的招揽鸣叫频率与体长无关；在不同的种群间，温度对脉冲率的改变不起主导作用。在相当程度上，小掘蟾蜍不同亚种间的鸣叫持续时间与频率是不同的，它可作为不同亚种间求偶的识别系统（Sallivan，1992）。

对韩国雨蛙属（*Hyla*）鸣声研究表明，根据鸣声的持续时间、两次鸣叫的间隔、优势频率和声谱图模式（sonagram pattern），可以将鸣声分为A、B、C、D和E五种类型。在这些鸣声类型中，E类型比其他类型更独特，它像一种金属声，持续时间和间隔更长。这一结果显示雨蛙属的招揽鸣叫发生一些分歧，但它出现在有限的区域，并且出现频率较低（Park *et al*.，1996）。雄性匠蛙（*Rana virgatipes*）的招揽鸣叫和单声攻击性鸣叫（single-note aggressive）类型的频谱截然不同。单声攻击性鸣叫的主要频率比招揽鸣叫的频率高，但次生频率比招揽鸣叫频率低。然而，当匠蛙从招揽鸣叫转变为单声的攻击性鸣叫时，在增加主要频率的同时减低次生频率。通过对蛙的大小与鸣声频率关系的分析，发现招揽鸣叫和单声攻击性鸣叫的次生频率与蛙体大小无关（Given，1999）。对广泛分布于日本不同地理环境的17个种群的粗皮蛙（*Rana rugosa*）鸣声分析显示，鸣声持续时间、每一鸣声的脉冲数、脉冲率和优势频率等参数在不同种群呈现一定变化；鸣声持续时间最长的种群是最短的种群的5倍，而不同地理种群的鸣声是连续的（Hasegawa *et al*.，1999）。

两栖类声学研究随着计算机技术的发展取得了长足的进展，通过声谱分析软件分析不同鸣声，使不同类型的鸣声从抽象的声讯号转化为直观的图像，为鸣声的生物学意义探讨及定量研究提供了基础。

3.3 鸣声的生物学意义探讨

鸣叫的功能一般认为是吸引雌性和保卫领域。播放录有雄蟾鸣叫的录音带，代替已有配偶、个体大小不同、但人工致哑的雄性蟾蜍（*Bufo bufo*）的鸣声，然后观察它们受到中等大小个体雄蟾攻击的情况。当播发小雄蟾高音调时，大小雄蟾所受到的攻击次数都比播放大雄蟾深沉音调叫声时多，因此鸣叫的音调常被用来评估对手的个体大小和战斗实力，但叫声不是唯一的评估对手个体大小的标准。因为无论播放哪一种音调，都是大雄蟾所受到的攻击次数较少（Davies & Halliday，1978）。对巴西瀑蛙（*Hylodes asper*）的视觉和听觉通讯的研究显示，日出时，该蛙离开隐蔽场所2～6 m进行占域鸣叫(territorial call)；日落后，则回到隐蔽场所进行占域鸣叫。鸣叫行为在一天当中随时间的不同而发生规律性变化。当占有领域的雄蛙看到入侵者或听到其他蛙的鸣叫时，它通过加快鸣叫的速度和做伸腿的行为向入侵者示威（Haddad & Giaretta，1999）。

之所以在声通讯方面的研究工作不多，一方面受录音、分析等技术条件和手段的限制；另一方面也因与声通讯相联系的行为观察不易，且工作条件艰苦有关。近期随着计算机技术的发展，已有学者将计算机的语言信号处理技术应用于动物声通讯研究，且获得了可喜的结果（黄祝坚等，1982；Lue *et al*.，1994；姜仕仁等，1995；Chou，1999）。虽然到目前为止蛙鸣声的研究工作开展较少，但利用计算机信号采集和语音分析技术对鸣声进行分析处理，使声音变成具生物学意义的图形，这一新技术的应用将有力地推动蛙类的声通讯研究。从某种意义上讲，蛙鸣声研究与鸟类鸣声研究有着异曲同工的广泛应用前景，将为今后的保护与利用开辟一条全新的道路，也必将发展成为一门新的边缘学科。

4 繁殖过程与繁殖习性

两栖类的繁殖过程包括求偶、抱对、产卵、孵化等。而繁殖习性应指不同种类的繁殖时间、对产卵场的选择、求偶交配的方式、产卵次数和产卵量等。关于无尾类繁殖习性的研究，目前多集中在雌雄外部差异、雌雄性比、产卵次数和产卵量的研究方面。

4.1 求偶场选择策略

两栖类的繁殖要在有水的环境中进行，因此繁殖场所周围的各种生态因子影响着两栖类繁殖成功与否。Marsh *et al*.（1999）设计了不同的实验条件，研究泡蟾（*Physalaemus pustulosus*）对繁殖场所空间的利用，结果显示：与没有被隔离、但条件更好的繁殖场相比，被隔离的繁殖池塘被利用得更快，而且使用时间增加；但是，隔离繁殖场平均每小块的卵团数显著少于附近有更好条件的繁殖场所。该研究表明，两栖类对不同隔离程度的繁殖场所采取不同的利用方式和繁殖策略。在雨季来临前，黑蹼树蛙（*Rhacophorus renwardtii*）大量集群于一些有水塘的大树上进行求偶、交配和产卵，雨季到后则各自散开（谭安鸣等，1987）。即在繁殖前期，限制黑蹼树蛙分布的因素主要是水；而随着雨季的来临，水对其分布不再是主要的限制性因子。北方狭口蛙（*Kaloula borealis*）对繁殖场所的选择仅要求水深达到10 cm即可，而对水域大小、水底基质等因素则并不苛求（孙建梅等，2000）。

由此可以看出两栖类的繁殖策略因种而异，是对多变、易遭不测环境的一种生存适应。

4.2 繁殖行为与产卵

对南昌近郊中华蟾蜍产卵习性的调查，通过选取三种类型的典型样区，研究各样区的理化因子（温度、相对湿度、pH值、水深）与产卵习性的关系、卵群分布与水生植物的关系等；同时采用雌体剪指标记法和产卵后剖腹法研究蟾蜍的产卵次数（林光华和孟庆芬，1965）。由于该项工作设计了合理的技术路线，得出了一系列有价值的初步研究结果，只是因为工作选点和标本来源的局限性，难以准确全面反映蟾蜍的产卵习性。此后有关蛙类产卵习性的研究与该项工作的方法相差不大，研究对象包括青蛙、四川狭口蛙（*Kaloula rugifera*）、东方铃蟾、中华蟾蜍等（王鉴泽，1965；费梁和叶昌媛，1983；晏安厚，1987；黎道洪，1988；邹寿昌等，1991）。对四川狭口蛙的研究表明，狭口蛙为多次连续产卵的蛙类，产卵数量与产卵频次及产卵持续时间成正比，产卵总数因个体而异，多为1 663～3 277粒（费梁和叶昌媛，1983）。对台湾地区大头蛙（*Rana kuhlii*）的繁殖生态学研究表明，雌性大头蛙为保证繁殖成功，采取多次产卵的繁殖策略。在繁殖期间通常离开非繁殖期的居住区（residence site）进行繁殖，平均离开14.5 m（Tsuji & Lue，2000）。而对日本林蛙（*Rana janponica*）的繁殖研究认为，抱对时间长短与雌性卵粒成熟度、天气、水环境和人为干扰有关（张耀光，1990）。两栖类为了保证繁殖的成功，通常在各方面均适宜的情况

下，采取最佳的繁殖策略。

给泽蛙腹腔注射蟾蜍脑下垂体悬液或LRH-类似物进行催产，以研究其卵巢小叶发育的季节性变异及生殖频率的关系、生殖频率与年龄的关系，结果表明，随着蛙龄的递增，生殖频率也随之递增，但最终接近于某一极限即不再增加（张健等，1985）。虽然本项工作研究的是泽蛙在人工养殖状态下的生殖频率的情况，却引入了一种研究生殖问题的新思路和新方法。

由于雌雄两性在繁殖中的利益不完全一致，为了最大限度地传递各自的基因，它们在配偶的选择等方面的生殖投资是不同的。对贵阳近郊中华蟾蜍繁殖习性的研究，着重探讨中华蟾蜍求偶期间怎样识别异性，体内的卵是否一次产完，同时也分析了产卵后亲体死亡的可能原因。研究结果认为，求偶过程中能量大量消耗是造成产卵后亲体大量死亡的主要原因（黎道洪，1988）。研究其他两栖类发现，雌性个体总比雄性个体迟出现在繁殖场所而又先离开繁殖场所（陈火结等，1984；费梁和叶昌媛，1984）；且位于水域边缘的雄体与雌体相遇的机会较大，即存在着边缘效应。花背蟾蜍为了保证卵子与精子的充分利用，雌雄匹配具有一定的规律（姜雅风，1991）。

有尾类的繁殖习性研究多数局限于繁殖地环境、产卵外部条件和卵袋特征的描述（费梁和叶昌媛，1988；徐剑和陈鉴潮，1992；苗立天和陈广智，1993），以及求偶、交配和纳精等行为的观察（方俊九等，1984；杨道德和沈猷慧，1993；张克勤等，1993）。对极北鲵的观察表明，繁殖时极北鲵是多个雄体参与授精的，而雌体产卵所用时间与雄体数目无关，繁殖后休眠2～4周（方俊九等，1984）。对于东方蝾螈（*Cynops orientalis*）来说，温度是影响产卵的重要因素，产卵最适水温是15～23℃，最适室温为15～25℃；在室内需在温度骤然下降（天气变阴或下雨）及温度回升时产卵；而且在无光、温度较低的夜晚22：00至次日6：00产卵最多；产卵量与体长、体重以及配对的雄螈性成熟程度有关（杨道德和沈猷慧，1993）。研究贵州疣螈（*Tylototriton kweichowensis*）也发现，每窝卵数与体长成正相关，繁殖期雌体多于雄体，性比具月间差异（田应洲等，1997）。随后，对贵州疣螈繁殖期肥满度、肝脏系数、脂肪系数、性腺成熟系数、性腺体积等主要生理系数和幼体的生长特点研究，结果表明，除肝脏系数外，其他生理指标均呈现出在繁殖期前达最高的趋势（田应洲等，1998）。新疆北鲵在繁殖期前后，参加繁殖的个体需要大量的能量，但周围环境所提供的食物不足，出现了大吃小，以及吃卵胶囊的现象；成体守候在卵胶囊旁的行为被认为不是护卵行为，而是一种捕食行为（王秀玲和白瑛，2000）。

滑北螈（*Triturus uvlgaris*）的求偶通讯程序分为定向期（orientation phase）、静态求偶期（static phase）、退却期（retreat phase）和制动期（braking phase）。在定向期内，雄螈主要行为是接近并仔细探查雌螈的泄殖腔。当雌螈停下后，进入静态求偶期；此期雄螈出现挥尾、打尾和扇尾三种不同类型的炫耀行为。如雌螈逼近雄螈则进入退却期，通过一系列行为雄螈挤压出一个精包。在制动期，雌螈纳精（Halliday，1975）。该研究将复杂的有尾两栖类的求偶通讯划分为不同的时期，为详细了解两栖类的繁殖提供理论支持。有学者具体做了贵州疣螈和东方蝾螈求偶通讯的研究（蔡堡，1978；田应洲等，1997）。

总之，对两栖类的繁殖行为与产卵习性的研究，在各类群的深度和广度不尽相同，多属经典性描述，缺乏创新性和新观点与新理论的指导，研究方法比较陈旧，特别是对繁殖策略、繁殖行为和反捕食行为等方面仍有大量的工作有待今后探索。

4.3 蝌蚪发育研究

蝌蚪最易受水塘干枯、天敌捕食和环境温度等的影响，这些因素造成蝌蚪灾难性的大量死亡。每种动物的一生都将面临多样的环境变化，而最佳的适应环境的活动水平取决于环境以及对环境变化所产生的适应可塑性（plasticity）。在实验条件下对林蛙（*Rana temporaria*）蝌蚪的研究表明，林蛙幼体对外界条件的变化具有生理适应可塑性，它在发育过程中，通过加快发育或个体小型化等方式，快速对其生活水塘的干枯作出反应。研究证明，温度不会引起这种生理适应可塑性，引起林蛙生理适应可塑性最重要的决定性因素是池塘的干涸（Laurila & Kujasalo，1999）。

蝌蚪的活动能力是权衡其寻找食物与躲避敌害的重要行为特征之一。目前国内的研究报道几乎未涉及蝌蚪与周围环境的关系，如与天敌或与水中的理化因子关系的定量研究。对越冬后1龄棘胸蛙（*Rana spinosa*）蝌蚪的研究，重在栖息地的生境和

动物组成等生物学因子的一般性描述（虞鹏程，2000）。国外有报道将13种无尾两栖类的蝌蚪放置于不同天敌条件下，对它们寻找食物与躲避敌害活动所花时间进行定量研究。在具有不同天敌类型的池塘中，不同种无尾类蝌蚪各自独立通过改变或发展寻找食物和躲避敌害的行为，以适应环境的变化（Richardson，2001），即行为改变的发生机制各不相同。

迄今，对两栖类繁殖习性的研究仍多局限于对某一现象、某一行为的简单描述，极少对产生该行为的原因和机制进行深入探讨，两栖类繁殖行为的理论性和应用性研究将是今后发展的重点方向之一，其研究结果将推动物种多样性保护及养殖业的发展。

5 越冬准备和冬眠适应

两栖类冬眠以消耗肝脏和脂肪体提供的能量来维持其生命活动，越冬前肥满度及内脏器官发生极大变化，以备越冬（邹寿昌，1985，1988；邹寿昌等，1996；周化明，1996；周化明和孙建梅，1997）。对棘胸蛙不同季节的耗氧量、肝含脂量和肝脏含水量的研究也反映了棘胸蛙冬眠后期与活动期的生理和生态上的变化（董永文等，1986）。通过对黑斑蛙出蛰和入蛰时的研究，发现其体长与体重，胴体重和体重与肝重、脂肪体重、生殖腺重之间均存在非常显著的线性相关关系（曹玉萍等，2000）。

两栖类是变温动物，同时又是狭温动物。当外界的温度降低到某一极限时，它们就要进入冬眠以降低自身的新陈代谢，度过寒冷的冬天。对中华蟾蜍的研究表明，其越冬场位于1～2 m深的水底，在水中抱对越冬，体色与内部结构均与活动期有差别（晏安厚，1986）。一般当温度降到15 ℃以下或相对湿度降到80%以下时，多数中华蟾蜍个体发生越冬迁移，越冬期间雌体先于雄体迁入越冬场所。越冬迁移的距离有远有近，最远的超过300 m，也有少数个体就在觅食地越冬。迁移速度多数为1.1 m/min，最大迁移延续时间约为22 h；越冬场所一般为土坎脚、竹林脚、石梯下、水田中等（黎道洪，1987）。花背蟾蜍个体既可自已打洞过冬，也可利用黑线姬鼠的洞穴越冬，多数穴居在砂土洞中过冬。其洞穴结构也比较简单，可分为直道型、斜道型、“U”型和“U”字交叉型等四种类型。为了营造合适的小生境，以提高各个体的存活度，花背蟾蜍有集群越冬的现象（邹寿昌，1987）。中国林蛙也有集群越冬的现象，越冬地选择在底部有松软淤泥的水塘、水流平缓的大河和一些树洞和草根下（刘昊石和红艳若，2000）。对瑶山髭蟾（*Vibrissaphora liui*）的生态研究认为，该蟾无冬眠习性或冬眠极短（唐振杰，1990）。由于幼体比成体需要储存更多的能量才能安全越冬，因此越冬幼体与成体在越冬场所、越冬方式和进入冬眠时间方面的选择都存在一定的差异，如幼体进入冬眠的时间较晚等（聂捷夫等，1987）。而当气温降到 - 20 ℃以下，溪流水温降到1 ℃时，新疆北鲵行动迟缓；而一定厚度的积雪对新疆北鲵越冬很有利（王秀铃和白瑛，2000）。

由于两栖类是狭温类群，且受水的束缚，它们对越冬场地的选择比较苛刻。但目前对两栖类群体冬眠时的选址、越冬前后存活率的变化情况和个体的保水问题等缺乏系统的研究，故尚未发现有关的规律，而这方面的研究对完善两栖类种群生态学的研究有着较为重要的意义。

6 结　语

两栖类在变态以前只能在水环境中活动，变态之后也离不开水，水的理化性质直接影响到它们的生长发育。随着生态环境的恶化和生存空间的减少，两栖类各物种种群面临着巨大的生存压力，甚至濒临灭绝。已往的研究工作多集中在食性分析、行为描述，而种群结构、地理分布规律、数量变化、声通讯和越冬习性等方面的工作则极少或不够深入，研究对象也多限于少数常见种类。因此，广泛深入地开展两栖类种群生态学研究，探讨两栖类与外界环境之间的关系，对环境监测和对两栖类种群的保护与利用均有较大的现实意义及理论意义。两栖类种群生态的研究工作有待得到持续和良好的发展。

参考文献：

Anderson F B, Hassinger D D, Dalbrymple G H. 1971. Natural mortality of eggs and larvae of *Ambystoma t. tigrinum* [J]. *Ecology*, **52** (6): 1107 - 1118.

Barinaga M. 1990. Where have all the froggies gone [J]. *Science*, **247**: 1033 - 1034.

Beebee T J C. 1992. Amphibian decline [J]. *Nature*, **355**: 120.

Beebee T J C, Flower R J, Stevenson A C, *et al*. 1990. Decline of the natterjack toad *Bufo calamita* in Britain: Palaeoecological, documentary and experimental evidence for breeding site acidification [J]. *Biol. Conserv.*, **53** (1): 1-20.

Blaustein A R. 1994. Chicken little or nero's fiddle? A perspective on declining amphibian populations [J]. *Herpetologica*, **50** (1): 85-97.

Cai B. 1978. Atlas of Embryonic Development of *Cynops orientalis* (David) [M]. Beijing: Science Press. iii + 77 pages, 4 plates. [蔡 堡. 1978. 东方蝾螈胚胎发育图谱. 北京: 科学出版社. iii + 77, 4图版.]

Calef G W. 1973. Natural mortality of tadpoles in a population of *Rana aurora* [J]. *Ecology*, **54** (4): 741-758.

Cao Y P, Bai M, Ma R, *et al*. 2000. Studies on the ecology and morphological physiology of *Rana nigromaculata* before and after hibernation [J]. *Sichuan J. Zool.*, **19** (3): 159-162. [曹玉萍, 白 明, 马 荣, 等. 2000. 黑斑蛙蛰前后形态生理生态变化初探. 四川动物, **19** (3): 159-162.]

Chen H J, Li F L. 1987. The population growth rate and biomass of *Rana japonica chaochiaoensis* in Xujiaba, Yunnan [J]. *Acta Herpetologica Sinica*, **6** (3): 9-15. [陈火结, 李芳林. 1987. 徐家坝地区两栖动物的群落组成及生物量的研究. 两栖爬行动物学报, **6** (3): 9-15.]

Chen H J, Li F L, Xiao H. 1984. Preliminary observations on ecology of *Vibrissaphora ailaonica* [J]. *Acta Herpetologica Sinica*, **3** (1): 41-45. [陈火结, 李芳林, 肖 蘅. 1984. 哀牢髭蟾生态观察的初步报告. 两栖爬行动物学报, **3** (1): 41-45.]

Chou W H. 1999. A new frog of the genus *Rana* (Anura: Ranidae) from China [J]. *Herpetologica*, **55** (3): 389-400.

Chu D C, Yue H, Tian J L. 1991. Analysis for the feeding habits of *Rana nigromaculata* in Luxinan Plain [J]. *Sichuan J. Zool.*, **10** (1): 32. [楚德昌, 岳 辉, 田金良. 1991. 鲁西南平原黑斑蛙食性分析. 四川动物, **10** (1): 32.]

Crump M. 1984. Ontogenetic changes in vulnerability to predation in tadpoles of *Hyla pseudopuma* [J]. *Herpetologica*, **40** (3): 265-271.

Davies N B, Halliday T R. 1978. Deep croaks and fighting assessment in toad (*Bufo bufo*) [J]. *Nature*, **274**: 683-685.

Deng X J. 1990. The growth under field condition and population density of *Rana limnocharis* and *Rhacophorus dennysi* [J]. *Chinese J. Zool.*, **25** (6): 17-20. [邓学建. 1990. 泽蛙和大树蛙的野外生长观察及种群密度估计. 动物学杂志, **25** (6): 17-20.]

Dong Y W, Zhao J X, Yang J X, *et al*. 1986. Studies on physiological ecology of *Rana spinosa* during hibernation and activation [J]. *Acta Herpetologica Sinica*, **5** (4): 241-245. [董永文, 赵家新, 杨建祥, 等. 1986. 棘胸蛙冬眠后期和活动期的生理生态研究. 两栖爬行动物学报, **5** (4): 241-245.]

Dyson M L, Passmore N I, Bishop P J, *et al*. 1992. Male behavior and correlates of mating success in a natural population of African painted reed frogs (*Hyperolius marmoratus*) [J]. *Herpetologica*, **48** (2): 236-246.

Fang J J, Chen S, Wang H. 1984. Preliminary observation on egg depositing of *Salamandrella keyserlingii* [J]. *Acta Herpetologica Sinica*, **3** (3): 67-69. [方俊九, 陈 生, 王 海. 1984. 极北鲵产卵过程的观察. 两栖爬行动物学报, **3** (3): 67-69.]

Fei L. 1992. *Echinotriton chinhaiensis* (Chang) and its endangered status [J]. *Chinese J. Zool.*, **27** (4): 39-41. [费 梁. 1992. 镇海棘螈及濒危现状. 动物学杂志, **27** (4): 39-41.]

Fei L, Ye C Y. 1983. Observation on the breeding of *Kaloula rugifera* [J]. *Chinese J. Zool.*, **18** (5): 4-8. [费 梁, 叶昌媛. 1983. 四川狭口蛙繁殖习性的观察. 动物学杂志, **18** (5): 4-8.]

Fei L, Ye C Y. 1984. Ecological studies of the pelobatid toad, *Oreolalax puxiongensis* [J]. *Acta Zool. Sin.*, **30** (3): 270-277. [费 梁, 叶昌媛. 1984. 普雄齿蟾生态习性的研究. 动物学报, **30** (3): 270-277.]

Fei L, Ye C Y. 1988. Studies on the breeding ecology of *Cynops cyanurus chuxiongensis* Fei et Ye [J]. *Acta Ecologica Sinica*, **8** (3): 233-241. [费 梁, 叶昌媛. 1988. 蓝尾蝾螈繁殖生态的研究. 生态学报, **8** (3): 233-241.]

Fei L, Ye C Y, Xia Y. 1990. Observation on food habits, consumption, and tolerable duration to starvation of *Cynops cyanurus chuxiongensis* [J]. *Chinese J. Zool.*, **25** (2): 26-29. [费 梁, 叶昌媛, 夏 颐. 1990. 蓝尾蝾螈的食性和食量及耐饥时间的观察. 动物学杂志, **25** (2): 26-29.]

Gao Y L, Yao C Y. 1995. Study of *Rana chensisensis* Two Biota-Biotope in Gansu Yuzhong [A]. In: Li D J. Acta Herpetologica Sinica, **4 & 5** [C]. Guiyan: Guizhou Science and Technology Press. 174-178. [高燕玲, 姚崇勇. 1995. 甘肃榆中中国林蛙两居群研究. 见: 李德俊. 两栖爬行动物学研究, **4-5** 辑. 贵阳: 贵州科技出版社. 174-178.]

Given M F. 1999. Frequency alteration of the advertisement calling the carpenter frog, *Rana virgatipes* [J]. *Herpetologica*, **55** (3): 304-317.

Gu H Q, Ma X M, Wang J, *et al*. 1999. Research on population number and dynamics of *Hynobius amjeinsis* [J]. *Sichuan J. Zool.*, **18** (3): 104-106. [顾辉清, 马小梅, 王 珏, 等. 1999. 安吉小鲵种群数量和数量动态的研究. 四川动物, **18** (3): 104-106.]

Gu Y H. 1991. An analysis on the food habit of *Triturodes caudopunjctatus* during summer [J]. *Chinese J. Zool.*, **26** (1): 25-26. [辜永河. 1991. 尾斑瘰螈的夏季食性分析. 动物学杂志, **26** (1): 25-26.]

Gu Y H, Nei J F. 1985. Observations on the food specialization and the predation of *Bofo bufo gargarizans* in the vegetable farm of Guiyang Prefecture [J]. *Chinese J. Zool.*, **20** (2): 9-12. [辜永河, 聂捷夫. 1985. 贵阳地区菜地内中华大蟾蜍食性分析及捕食观察. 动物学杂志, **20** (2): 9-12.]

Haddad C F, Giaretta B A A. 1999. Visual and acoustic communication in the Brazilian torrent frog, *Hylodes asper* (Anura: Leptodactylidae) [J]. *Herpetologica*, **55** (3): 324-333.

Halliday T R. 1975. An observational and experimental study of sexual behavior in the smooth newt, *Triturus vulgarus* (Amphibia: Salamandridae) [J]. *Anim. Behav.*, **23**: 291-322.

Hasegawa Y, Ueda H, Sumida M. 1999. Clinal geographic variation in the advertisement call of the wrinkled frog, *Rana rugosa* [J]. *Herpetologica*, **55** (3): 318-324.

Herried C F, Kinney S. 1966. Survival of Alaskan wood frog (*Rana sylvatica*) larvae [J]. *Ecology*, **47** (6): 1039-1041.

Huang S. 1986. Observations on the feeding habit of *Bufo gargarizans* of Dongshan district, Wu Xian, Jiangsu [J]. *Acta Herpetologica Sinica*, **5** (2): 155-156. [黄 松. 1986. 江苏吴县东山地区中华蟾蜍的食性研究. 两栖爬行动物学报, **5** (2): 155-156.]

Huang Z J, Shang E C, Wang Y Y. 1982. Acoustic analysis of frog vocalization [J]. *Shengwu Kexue Dongtai*, (2): 9-11. [黄祝坚, 尚尔昌, 王蕴玉. 1982. 蛙声谱分析. 生物科学动态, (2): 9-11.]

Jiang S R, Ding P, Zhuge Y. 1995. The comparative study on the characteristics of calling songs of three frog species [J]. *Zool. Res.*, **16** (1): 75-81. [姜仕仁, 丁 平, 诸葛阳. 1995. 三种蛙鸣声特征比较研究. 动物学研究, **16** (1): 75-81.]

Jiang Y F. 1991. A breeding habit of *Bufo raddei* [J]. *Sichuan J. Zool.*, **10** (2): 15-16. [姜雅风. 1991. 花背蟾蜍繁殖习性的观察. 四川动物, **10** (2): 15-16.]

Laurila A, Kujasalo J. 1999. Habitat duration, predation risk and phenotypic plasticity in common frog (*Rana temoraria*) tadpoles [J]. *J. Anim. Ecol.*, **68** (6): 1123-1132.

Li D H. 1987 A preliminary study on the migration and hibernation of adult *Bufo gargarizans* Cantor in the suburbs of Guiyang [J]. *Acta Herpetologica Sinica*, **6** (4): 51-55. [黎道洪. 1987. 贵阳近郊中华大蟾蜍性成熟个体的迁移和越冬的初步研究. 两栖爬行动物学报, **6** (4): 51-55.]

Li D H. 1988. A preliminary observation on the reproduction of *Bufo*

bufo gargarizans in the suburbs of Guiyang [J]. *Chinese J. Zool.*, **23** (3): 17-20. [黎道洪. 1988. 贵阳近郊中华大蟾蜍繁殖的初步观察. 动物学杂志, **23** (3): 17-20.]

Li D H, Lou R. 1990. A preliminary study on the dividing of population age groups in *Bufo gargarizans* Cantor [J]. *J. Guizhou Normal Univ.* (*Nature*), **8** (1): 5-10. [黎道洪, 罗　蓉. 1990. 中华大蟾蜍种群年龄组划分的初步研究. 贵州师范大学学报(自然科学版), **8** (1): 5-10.]

Li F L, Chen H J. 1986. Some ecological data of *Rhacophorus dugritei* [J]. *Acta Herpetologica Sinica*, **5** (4): 246-250. [李芳林, 陈火结. 1986. 宝兴树蛙的若干生态学资料. 两栖爬行动物学报, **5** (4): 246-250.]

Liang Z Y, Liu L C, Wu Q R. 1958. Preliminary analyses of stomach contents of some anurans found in rice-field during autumn harvest [J]. *Chinese J. Zool.*, **2** (4): 220-229. [梁中宇, 刘良材, 吴其荣. 1958. 秋收时几种稻田蛙胃内容物的初步分析. 动物学杂志, **2** (4): 220-229.]

Ling G H, Meng Q F. 1965. Surveys of depositing habits of *Bufo* in the suburbs of Nanchang [J]. *Acta Zool. Sin.*, **17** (2): 147-156. [林光华, 孟庆芬. 1965. 南昌近郊蟾蜍产卵习性的调查. 动物学报, **17** (2): 147-156.]

Ling Z P. 1987. The feeding habit of *Rana chensinensis* from Hongyuan County, Sichuan Province [J]. *Acta Herpetologica Sinica*, **6** (1): 75-77. [凌作培. 1987. 四川红原地区中国林蛙的食性分析. 两栖爬行动物学报, **6** (1): 75-77.]

Liu H S, Hong Y R. 2000. Hibernation habits of *Rana chensinensis* in Ruoergai glasslands [J]. *Sichuan J. Zool.*, **19** (2): 68-69. [刘昊石, 红艳若. 2000. 若尔盖草地中国林蛙越冬习性的调查. 四川动物. **19** (2): 68-69.]

Lu Y Y, Li P P. 1999. Biological property of *Bombina orientalis* at Kunyu mountains in Shandong Province [J]. *Sichuan J. Zool.*, **18** (3): 101-104. [陆宇燕, 李丕鹏. 1999. 昆嵛山东方铃蟾的生物学特性及保护. 四川动物. **18** (3): 101-104.]

Lue K Y, June S L, Chen S L. 1994. A new species of *Rhacophorus* (Anura: Rhacophoridae) from Taiwan [J]. *Herpetologica*, **50** (3): 303-308.

Ma X M, Gu H Q. 1999. Studies on distribution and population number of *Hynobius chinensis* on the Zhoushan island [J]. *Sichuan J. Zool.*, **18** (3): 107-108. [马小梅, 顾辉清. 1999. 舟山岛中国小鲵种群数量和分布的研究. 四川动物, **18** (3): 107-108.]

Marsh D M, Fegraus E H, Harrison S. 1999. Effects of breeding pond isolation on the spatial and temporal dynamics of pond use by the tungara frog, *Physalaemus pustulosus* [J]. *J. Anim. Ecol.*, **68** (4): 804-814.

Miao L T, Chen G Z. 1993. An ecological observation on *Ranadon sibiricus* [J]. *Chinese J. Zool.*, **28** (3): 13-14. [苗立天, 陈广智. 1993. 新疆北鲵的生态观察. 动物学杂志, **28** (3): 13-14.]

Miaud C, Guyetant R, Faber H. 2000. Age, size, and growth of the alpine newt, *Triturus alpestris* (Urodela: Salamandridae), at high altitude and a review of life-history trait variation throughout its range [J]. *Herpetologica*, **56** (2): 135-144.

Mou Y, Zhao E M. 1992. A study of vocalization on thirteen species of four genera, Anura [A]. In: Jiang Y M. A Collection of Papers on Herpetology [C]. Chengdu: Science and Technology of Sichuan Press. 15-26. [牟　勇, 赵尔宓. 1992. 无尾两栖类四属十三种叫声的研究. 见: 江耀明. 两栖爬行动物学论文集. 成都: 四川科学技术出版社. 15-26.]

Nie J F, Luo R, Gu Y H. 1987. Observation on hibernation habit of *Bufo bufo gargarizans* in the region of Guiyang [J]. *Chinese J. Zool.*, **22** (1): 26-29. [聂捷夫, 罗　蓉, 辜永河. 1987. 贵阳地区中华大蟾蜍越冬习性观察. 动物学杂志, **22** (1): 26-29.]

Park S R, Cheon S M, Yang S Y. 1996. The classification of call types in genus *Hyla* in habitats around South Korea [J]. *Korean J. Zool.*, **39** (2): 207-214.

Pechmann J H K, Wilbur H M. 1994. Putting declining amphibian populations in perspective: Natural fluctuations and human impacts [J]. *Herpetologica*, **50** (1): 65-84.

Peterson C L, Wilkinson R F, Moll D, *et al*. 1991. Premetamorphic surivival of *Ambystoma annulathm* [J]. *Herpetologica*, **47** (1): 96-100.

Phillips K. 1990. Where have all the frogs and toads gone [J]. *BioScience*, **40**: 422-424.

Piao R Z. 1985a. Migration habit of common frogs [J]. *J. Northeastern Forestry College*, **13** (4): 73-77. [朴仁珠. 1985a. 中国林蛙的迁移. 东北林业大学学报, **13** (4): 73-77.]

Piao R Z. 1985b. The analysis of food of common frogs [J]. *Chinese Wildlife*, (4): 7-10. [朴仁珠. 1985b. 中国林蛙的食性分析. 野生动物, (4): 7-10.]

Piao R Z, Xiao Q Z. 1991a. Identification the age of *Rana chensinensis* [A]. In: Heilongjiang Institute of Wildlife. The Collected Works of Wildlife (1979-1989) [C]. Beijing: China Forestry Publishing House. 232-238. [朴仁珠, 萧前柱. 1991a. 中国林蛙的年龄鉴定. 见: 黑龙江省野生动物研究所. 野生动物论文集(1979~1989). 北京: 中国林业出版社. 232-238.]

Piao R Z, Xiao Q Z. 1991b. A study on population parameters of *Rana chensinensis* from Heilongjiang Province, China [A]. In: Heilongjiang Institute of Wildlife. The Collected Works of Wildlife (1979-1989) [C]. Beijing: China Forestry Publishing House. 239-246. [朴仁珠, 萧前柱. 1991b. 黑龙江省中国林蛙若干种群参数的确定. 见: 黑龙江省野生动物研究所. 野生动物论文集 (1979~1989). 北京: 中国林业出版社. 239-246.]

Richardson J M L. 2001. A comparative study of activity levels in larval anurans and response to the presence of different predators [J]. *Behavioral Ecology*, **12** (1): 51-58.

Sallivan B K, 1992. Calling behavior of the southwestern toad (*Bufo microscaphus*) [J]. *Herpetologica*, **48** (4): 383-389.

Sallivan B K, Malmos K B. 1994. Call variation in the Colorado river toad (*Bufo alvarius*): Behavoral and phylogenetic implication [J]. *Herpetologica*, **50** (2): 146-156.

Sheng H L, Lu H J, Yu Q L, *et al*. 1983. The biomasses and growth rates of marsh frog and common toad on Shanghai coastal farmland [J]. *Acta Herpetologica Sinica*, **2** (1): 33-39. [盛和林, 陆厚基, 余千里, 等. 1983. 上海沿海农田生境泽蛙和中华大蟾蜍的种群生长率和生物量. 两栖爬行动物学报, **2** (1): 33-39.]

Song M T. 1982. A preliminary report on the life and habits of the giant salamander in Shanxi Province [J]. *Chinese J. Zool.*, **17** (6): 11-13. [宋鸣涛. 1982. 陕西省大鲵生活习性的初步调查. 动物学杂志, **17** (6): 11-13.]

Song M T. 1990. The analysis of food of giant salamander (*Andrias davidianus*) [J]. *Zool. Res.*, **11** (3): 192. [宋鸣涛. 1990. 大鲵食性分析. 动物学研究, **11** (3): 192.]

Song M T. 1994. Food habit of great salamander of China [J]. *Chinese J. Zool.*, **29** (4): 38-42. [宋鸣涛. 1994. 中国大鲵的食性研究. 动物学杂志, **29** (4): 38-42.]

Su B Z. 1985. Studies on the feeding habits of 31 amphibian species of Guangdong [J]. *Acta Herpetologica Sinica*, **4** (4): 313-319. [苏炳之. 1985. 广东 31 种两栖动物食性的研究. 两栖爬行动物学报, **4** (4): 313-319.]

Sun J M, Hu B, Li Z Y, *et al*. 2000. Studies on reproductive ecology of *Kaloula borealis* [J]. *Sichuan J. Zool.*, **19** (2): 77-78. [孙建梅, 胡　斌, 李宗芸, 等. 2000. 北方狭口蛙繁殖生态的研究. 四川动物. **19** (2): 77-78.]

Tan A M, Zeng X M, Chu Y Z. 1987. Preliminary observations on the reproductive habits of *Rhacophorus reinwardtii* (Rhacophoridea) [J]. *Acta Herpetologica Sinica*, **6** (2): 71. [谭安鸣, 曾晓茂, 储义珍. 1987. 黑蹼树蛙繁殖习性的初步观察. 两栖爬行动物学报, **6** (2): 71.]

Tang Z J. 1990. Study on the ecology and habit of *Vibrissaphora yaoshanensis* [J]. *Chinese J. Zool.*, **25** (5): 10-13. [唐振杰. 1990. 瑶山髭蟾生态习性的研究. 动物学杂志, **25** (5): 10-13.]

Tian Y Z, Sun A Q, Li S. 1997. Observation on reproductive ecology

of *Tylototriton kweichowensis* Fang *et* Chang [J]. *Chinese J. Zool.*, **32** (1): 20-23. [田应洲, 孙爱群, 李 松. 1997. 贵州疣螈繁殖习性的观察. 动物学杂志, **32** (1): 20-23.]

Tian Y Z, Sun A Q, Li S. 1998. Studies on reproductive ecology of *Tylototriton kweichowensis* Fang *et* Chang [J]. *Sichuan J. Zool.*, **17** (2): 60-64. [田应洲, 孙爱群, 李 松. 1998. 贵州疣螈繁殖生态的研究. 四川动物, **17** (2): 60-64.]

Travis J. 1994. Calibrating our expectations in studying amphibian declines [J]. *Herpetologica*, **50** (1): 104-108.

Tsuji H, Lue K Y. 2000. The reproductive ecology of female *Rana* (*Limnonectes*) *kuhlii*, a fanged frog of Taiwan, with particular emphasis on multiple clutches [J]. *Herpetologica*, **56** (2): 153-165.

Wake D B. 1991. Declining amphibian populations [J]. *Science*, **253**: 860.

Wang J Z. 1965. Preliminary observation on depositing habits of *Rana nigromaculata* in the suburbs of Taiyuan, Shanxi [J]. *Chinese J. Zool.*, **7** (6): 264-265. [王鉴泽. 1965. 太原近郊青蛙产卵习性的初步观察. 动物学杂志, **7** (6): 264-265.]

Wang X L, Bai Y. 2000. Distribution, biology, and conservation of *Ranodon sibiricus* [J]. *Sichuan J. Zool.*, **19** (3): 146-148. [王秀铃, 白 瑛. 2000. 新疆北鲵的分布、生物学研究及其保护. 四川动物, **19** (3): 146-148.]

Wyman R L. 1990. What's happening to the amphibians [J]. *Conserv. Biol.*, **4** (4): 350-352.

Xu J, Chen J C. 1992. A preliminary on the reproductive ecology of the *Batrachuperus tibetanus* [J]. *Chinese J. Zool.*, **27** (5): 33-36. [徐 剑, 陈鉴潮. 1992. 西藏山溪鲵繁殖生态的初步观察. 动物学杂志, **27** (5): 33-36.]

Yan A H. 1986. Wintering habits of *Bufo gargarizans* Cantor [J]. *Acta Herpetologica Sinica*, **5** (3): 233-234. [晏安厚. 1986. 中华蟾蜍的越冬习性. 两栖爬行动物学报, **5** (3): 233-234.]

Yan A H. 1987. A preliminary study on the productive habit of *Bufo gargarizans* [J]. *Acta Herpetologica Sinica*, **6** (4): 76-78. [晏安厚. 1987. 中华蟾蜍繁殖习性的初步观察. 两栖爬行动物学报, **6** (4): 76-78.]

Yang D D, Shen Y H. 1993. Studies on the breeding ecology of *Cynops orientalis* [J]. *Zool. Res.*, **14** (3): 215-220. [杨道德, 沈猷慧. 1993. 东方蝾螈繁殖生态的研究. 动物学研究, **14** (3): 215-220.]

Yang Y J. 1991. Frogs: A visit to amphibians in National Yangmingshan Park [M]. Taipei: Adiministrative Office of National Yangmingshan Park. 1-95. [杨懿如. 1991. 蛙——访阳明山国家公园两栖类. 台北: 阳明山国家公园管理处. 1-95.]

Yao S Y. 1984. Preliminary observations on reproductive habit of *Bufo raddei* Strauch of suburbs of Xuzhou [J]. *Acta Herpetologica Sinica*, **3** (3): 21-22. [姚树义. 1984. 徐州近郊花背蟾蜍繁殖习性的初步观察. 两栖爬行动物学报, **3** (3): 21-22.]

Ye Z F. 1965. Preliminary analysis of food habits of *Bufo raddei* in Hohehot region [J]. *Chinese J. Zool.*, **7** (4): 175-176. [叶增芬. 1965. 呼和浩特地区花背蟾蜍食性的初步分析. 动物学杂志, **7** (4): 175-176.]

Yu P C. 2000. Studies on biological factors of the habitat of *Rana spinosa* tadpoles in Northeastern Jiangxi Province [J]. *Sichuan J. Zool.*, **19** (3): 163-164. [虞鹏程. 2000. 赣东北棘胸蛙蝌蚪栖息地生物学因子研究. 四川动物, **19** (3): 163-164.]

Yuan F X, Wen X B. 1990. A preliminary study on living and feeding habits of *Rana boulengeri* in western Hubei Province [J]. *Chinese J. Zool.*, **25** (2): 17-21. [袁凤霞, 温小波. 1990. 鄂西棘腹蛙的生活习性及其食性的初步研究. 动物学杂志, **25** (2): 17-21.]

Zhang J, Liu J R, Cai M Z. 1985. A study on the seasonal variation in the ovary and the reproductive frequency in *Rana limnocharis* [J]. *Acta Herpetologica Sinica*, **4** (4): 267-275. [张 健, 刘俊仁, 蔡明章. 1985. 泽蛙卵巢季节性变异及生殖频率的研究. 两栖爬行动物学报, **4** (4): 267-275.]

Zhang J X, Gao H S, Zhu F X, *et al*. 1966. Preliminary analysis of food habit of amphibians from Zhejiang [J]. *Chinese J. Zool.*, **8** (2): 70-74. [张继秀, 郭汉身, 朱丰雪, 等. 1966. 浙江省两栖纲动物食性的初步分析. 动物学杂志, **8** (2): 70-74.]

Zhang K Q, Zhang Z H, Chen Y M. 1993. A study on the breeding habits of *Salamandrella keyserlingii* [J]. *Chinese J. Zool.*, **28** (5): 9-12. [张克勤, 张振华, 陈玉梅. 1993. 极北鲵繁殖习性的研究. 动物学杂志, **28** (5): 9-12.]

Zhang Y G. 1990. A preliminary observation on the reproduction of *Rana japonica japonica* [J]. *Chenese J. Zool.*, **25** (6): 14-17. [张耀光. 1990. 日本林蛙繁殖的初步观察. 动物学杂志, **25** (6): 14-17.]

Zheng G M, Song J, Zhang Z W, *et al*. 2000. A new species of flycatcher (Ficedula) from China (Aves: Passeriformes: Muscicapieda) [A]. In: Zheng G M, Yan Z W. Studies on Chinese Ornithology: Proceedings of the 4th Ornithology Symposium of Mainland & Taiwan, China [C]. Beijing: China Forestry Publishing House. 1-6. [郑光美, 宋 杰, 张正旺, 等. 2000. 中国姬鹟属鸟类 (鸟纲雀形目鹟科) 一新种. 见: 郑光美, 颜重威. 中国鸟类学研究——第四届海峡两岸鸟类学术研讨会文集. 北京: 中国林业出版社. 1-6.]

Zhou H M. 1996. Correlation analysis on some physiologic constants in *Bufo raddei* under hibernation [J]. *Sichuan J. Zool.*, **15** (4): 162-164. [周化明. 1996. 花背蟾蜍冬眠期几项生理常数间的关系. 四川动物, **15** (4): 162-164.]

Zhou H M, Sun J M. 1997. The seasonal rhythm of fat content in fatbody of Chinese toad [J]. *Sichuan J. Zool.*, **16** (2): 95-96. [周化明, 孙建梅. 1997. 大蟾蜍脂肪体脂肪的季节变化. 四川动物, **16** (2): 95-96.]

Zhou L Z, Song Y J. 1997. A study of feeding ecology of *Bufo raddei* [J]. *Chinese J. Ecology*, **16** (4): 29-34. [周立志, 宋榆钧. 1997. 花背蟾蜍摄食生态的研究. 生态学杂志, **16** (4): 29-34.]

Zhou L Z, Song Y J. 1998. Food diversity and trophic niche of the breeding population of *Bufo raddei* [J]. *Chinese J. Zool.*, **33** (2): 7-10. [周立志, 宋榆钧. 1998. 花背蟾蜍繁殖种群食物多样性及营养生态位的研究. 动物学杂志, **33** (2): 7-10.]

Zou S C. 1966. Preliminary observations on the ecology of toads in the suburbs of Xuzhou, Jiangsu Province [J]. *Chinese J. Zool.*, **8** (2): 67-69. [邹寿昌. 1966. 徐州市近郊中华大蟾蜍生态的初步观察. 动物学杂志, **8** (2): 67-69.]

Zou S C. 1985. Changes in the degree of corpulence and in some visceral organs in *Bufo gargarizans* during hibernation [J]. *Acta Herpetological Sinica*, **4** (4): 320-324. [邹寿昌. 1985. 大蟾蜍冬眠时的肥满度及部分内脏器官的变化. 两栖爬行动物学报, **4** (4): 320-324.]

Zou S C. 1987. Studies on the ecology of *Bufo raddei* in autumn and winter [J]. *Acta Herpetologica Sinica*, **6** (3): 4-8. [邹寿昌. 1987. 花背蟾蜍秋冬季的生态研究. 两栖爬行动物学报, **6** (3): 4-8.]

Zou S C. 1988. Changes in the degree of corpulence and in some visceral organs in *Bufo raddei* during hibernation [J]. *Sichuan J. Zool.*, **7** (3): 34-35. [邹寿昌. 1988. 花背蟾蜍冬眠期肥满度及部分内脏器官的变化. 四川动物, **7** (3): 34-35.]

Zou S C, Feng Z J, Li Z Y. 1991. Studies on the ecology and morphological physiology of *Bombina orientalis* during its breeding season [J]. *Chinese J. Zool.*, **26** (1): 22-24. [邹寿昌, 冯照军, 李宗芸. 1991. 东方铃蟾繁殖期的生态及形态生理研究. 动物学杂志, **26** (1): 22-24.]

Zou S C, Zhu W Z, Chen W D, *et al*. 1996. Study on relationship among several physiologic constants of *Bufo gargarizans* pre- and post-hibernation [J]. *Sichuan J. Zool.*, **15** (4): 156-158. [邹寿昌, 朱卫中, 陈卫东, 等. 1996. 中华蟾蜍入蛰时和出蛰时几项生理常数间的关系研究. 四川动物, **15** (4): 156-158.]